

MATÉRIAUX POUR L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE
DES SAXIFRAGACÉES.
IV. TROIS SAXIFRAGES DE LA SECTION KABSCHIA ENGL.

Par Jean-Louis HAMEL.

ENGLER et IRMSCHER (1919) rassemblent, dans cette douzième section du genre *Saxifraga* (ils en distinguent quinze à l'intérieur du genre), quarante-cinq espèces toutes remarquables par leur appareil végétatif de faibles dimensions et l'organisation de leurs fleurs : leurs feuilles alternes, légèrement charnues, disposées en bouquets denses sur de courts stolons restant étroitement unis les uns aux autres, secrètent peu de calcaire ; leurs fleurs, portées par une hampe feuillée qui ne dépasse guère 10 cm, solitaires ou groupées en une panicule, sont régulières et possèdent un ovaire bicarpellé habituellement infère ou semi-infère.

L'homogénéité de la section se trouve confirmée par la facilité que ces Saxifrages présentent de s'hybrider et que SÜNDERMANN a beaucoup utilisée pour obtenir de multiples formes horticoles toujours élégantes. Elle semble vérifiée encore par l'uniformité des caractères caryologiques, du moins si l'on en juge d'après les quelques résultats actuellement publiés : les noyaux interphasiques sont du type réticulé (HAMEL, 1953) et les chromosomes somatiques sont au nombre de 26 chez les dix espèces étudiées et chez deux hybrides (SKOVSTED, 1934, HAMEL, *loc. cit.*).

Les trois espèces examinées ici, les *Saxifraga corymbosa* Boiss., *S. Grisebachii* v. Degen et Dörfler, *S. lilacina* Duthie, ont également des noyaux interphasiques réticulés et 26 chromosomes somatiques.

Deux d'entre elles appartiennent au premier des sept groupes reconnus par les monographes allemands à l'intérieur de la section, au groupe des *Mediae* Engl. et Irmsch., dont les sept espèces sont caractérisées par leurs feuilles spatulées et leurs pétales plus courts ou aussi longs que leurs sépales. Les auteurs anglais les isolent parfois en une section spéciale qu'ils appellent *Engleria*.

Le *Saxifraga corymbosa* Boiss., originaire de l'Asie Mineure occidentale et des Carpathes orientales, se distingue, par la couleur jaune-verdâtre de ses pétales, des *S. media* Gouan et *S. Stribrnyi* (Velenovsky) Podpera, qui possèdent l'un et l'autre des fleurs d'un

rouge-pourpré. Ces trois espèces forment un ensemble défini par la présence d'inflorescences en panicules rameuses dont les pédoneules floraux sont toujours plus longs que les bractées.

Les boutons floraux du *S. corymbosa* utilisés pour cette étude ont été prélevés sur des plantes nées de graines reçues du Jardin botanique de Munich en 1953 et cultivées au Muséum. Les plaques équatoriales, observées dans les tissus somatiques de jeunes ovules où la méiose n'est pas encore commencée, présentent 26 chromosomes, qui, dans leur ensemble, rappellent ceux que dessine SKOVSTED (loc. cit., p. 24, fig. 61) pour le *S. Stribrnyi* dont il a examiné,

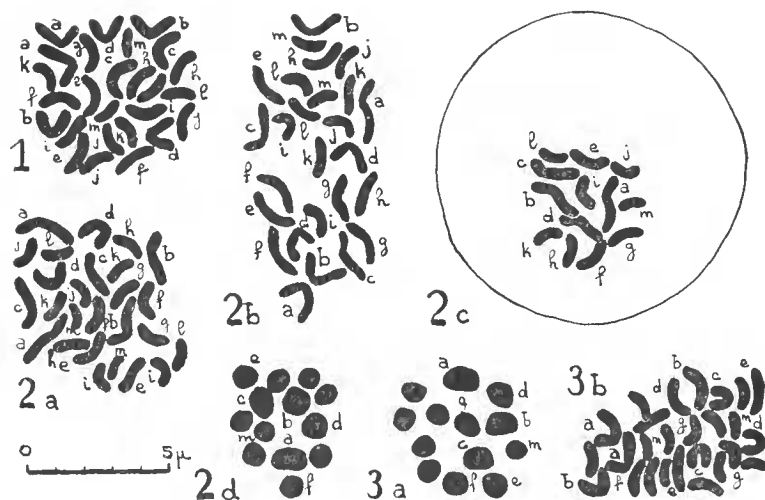


FIG. 1. — *Saxifraga corymbosa*. 2. *S. Grisebachii*. 3. *S. lilacina*.

lui aussi, des boutons floraux : parmi les chromosomes figurés par cet auteur, il est possible d'en reconnaître une paire *a* mesurant environ $2,4 \mu$, si l'on en juge d'après l'échelle donnée p. 3, et présentant vraisemblablement des bras inégaux, une *b*, dont les éléments sont légèrement moins longs et deux encore où ils sont à peine plus courts. Les 18 autres chromosomes sont en forme de bâtonnets plus ou moins incurvés ; les plus grands d'entre eux atteignent $1,4 \mu$ et les plus petits (*m*) $0,7 \mu$. Chez le *S. corymbosa*, les chromosomes *a* possèdent des bras inégaux et atteignent $2,4 \mu$; les *b* sont au contraire soudés en V et ne dépassent guère 2μ . Les chromosomes *c* et *d*, eux aussi quasi isobraehiaux, ont sensiblement les mêmes dimensions. Il est enfin possible d'apparier les petits bâtons différemment courbés que sont les autres chromosomes ; leur taille varie entre $1,8 \mu$ (les *e* par exemple) et à peine 1μ (*m*) (fig. 1, fixateur

de Navashin, coloration par la méthode de Feulgen). Tous ont une épaisseur moyenne de $0,4 \mu$.

Le *Saxifraga Grisebachii* v. Degen et Dörfler et le *S. porophylla* Bertol., possèdent l'un et l'autre une inflorescence qui rappelle un épi en raison de leurs pédoncules floraux plus courts que les bractées. Mais la longueur relative des feuilles portées par leurs stolons permet de les distinguer : chez le premier, elles ont entre 2,5 et 4 cm ; chez le second, elles n'ont que de 1 à 2 cm. Par ailleurs, le premier ne se trouve qu'en Macédoine, le second, plus polymorphe, se rencontre depuis les Apennins et les Abruzzes jusqu'en Asie Mineure.

Les méristèmes radiculaires ayant servi à l'étude caryologique du *S. Grisebachii* ont été prélevés sur des pieds reçus de la Nursery anglaise « Stevenage » en 1953, tandis que les boutons floraux, où furent observés différents stades de la méiose dans de jeunes étamines, quelques étapes de la première division des grains de pollen, des mitoses somatiques dans de jeunes ovules et dans le périanthe, étaient récoltés sur des plantes rapportées au Muséum en 1956 par M. C. GUINER, qui les avait trouvées en Macédoine sur le Ljubloten (Sar Planina).

Chez le *S. Grisebachii*, comme chez les autres Saxifrages où cette étude comparée a pu être faite, les chromosomes constituant son idiogramme peuvent être reconnus aussi bien dans les plaques équatoriales observables dans les méristèmes radiculaires que dans celles présentées par les jeunes ovules ou les diverses pièces du périanthe et que dans celles de la première division du pollen. Sans doute dans les premières y sont-ils à la fois légèrement plus grêles (environ $0,3 \mu$) et plus allongés, alors que dans les secondes, toujours plus à l'étroit dans des cellules moins volumineuses, ils paraissent plus trapus étant plus épais ($0,4 \mu$ en moyenne) en même temps que moins longs, comme si la spiralisation de leurs chromosomes était plus serrée. Dans le pollen enfin, ainsi que le remarque M^{me} J. VAZART (1957, p. 208) à propos de la Balsamine, « le degré de la contraction [des chromosomes] varie selon les cellules. Chez les unes, il est à peine plus élevé que celui qui est atteint normalement dans les noyaux diploïdes au cours de la mitose somatique de type banal ; dans les autres la condensation du matériel chromatique est beaucoup plus prononcée et l'aspect des chromosomes se rapproche davantage de celui des *Gemini* ». Cependant chez le *S. Grisebachii*, cette contraction n'atteint jamais celle qui caractérise les monovalents au moment de la métaphase II : ceux-ci ont alors la même apparence que les bivalents de la métaphase I, tout en étant plus petits qu'eux, et se présentant comme des masses grossièrement sphériques ou ovoïdes, telles que celles dessinées ici (fig. 2 d, fixateur de Navashin, coloration par la méthode de Feulgen, comme pour toutes les autres figures relatives à cette espèce). Les chromosomes du pollen, au

moment de sa première division, même lorsqu'il sont très contractés, sont toujours plus longs que larges — le chromosome *a* ressemble alors à un petit bâton de $1,6\ \mu$, épais de $0,5\ \mu$ et ont souvent (fig. 2 *c*) un aspect qui rappelle celui des chromosomes somatiques observables dans les cellules florales (fig. 2 *a*) ; jamais il n'en a été observé d'aussi grêles que ceux des plaques métaphasiques des méristèmes radiculaires (fig. 2 *b*).

L'idiogramme du *Saxifraga Grisebachii* peut être ainsi décrit : les chromosomes *a*, à peine longs de $2,5\ \mu$, possèdent un bras presque deux fois plus grand que l'autre. Une telle dissymétrie se retrouve, peut-être plus marquée encore, chez les chromosomes *c* qui mesurent $2\ \mu$. Les chromosomes des couples *b* et *d*, moins hétérobrachiaux qu'eux, ont sensiblement même aspect, mais les seconds atteignent $2\ \mu$ que les premiers dépassent nettement. Les chromosomes *e* ($2\ \mu$) sont vraisemblablement isobrachiaux comme la plupart des autres dont les dimensions s'échelonnent jusqu'à environ $1\ \mu$ (chromosomes *m*). Seuls ceux de la paire *j* ne doivent pas l'être, car ils présentent un petit segment qui rappelle presque un « Köpfchen ».

Il est possible de reconnaître, sur les plaques équatoriales des métaphases I, les bivalents correspondant aux chromosomes *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, qui sont manifestement plus gros que les autres et *m* nettement plus petit qu'eux.

Ces bivalents sont très comparables à ceux du *Saxifraga porophylla*, ce qui paraît confirmer la parenté existant entre ces deux espèces, si l'on en juge d'après leurs caractères morphologiques. Toutefois leurs idiogrammes respectifs, tout en indiquant qu'elles ont des affinités, révèlent qu'elles sont bien distinctes. Il suffit à ce sujet de rappeler ce que j'écrivais à propos du *S. porophylla* (1953, p. 199, fig. 63 *a* et *b*) : « le plus volumineux des bivalents correspond aux deux chromosomes *a* qui semblent être isobrachiaux et mesurent un peu plus de $2,1\ \mu^1$. Un second légèrement moins grand est formé par les chromosomes *b* dont un bras est très réduit. On en reconnaît ensuite quatre, sphériques, de diamètres décroissants, constitués par les chromosomes *c*, *d*, *e* et *f*, notablement plus longs que les quatorze autres, parmi lesquels se remarquant cependant les deux plus courts *m*, qui ne dépassent pas $0,9\ \mu$ et donnent le plus petit des bivalents. »

Le *Saxifraga lilacina* Duthie, originaire de l'Himalaya, doit son nom à la couleur mauve de ses fleurs solitaires. ENGLER et IRMSCHER (*loc. cit.*, p. 560) le rangent dans le quatrième groupe de la section, celui des *Marginatae* dont les dix-neuf espèces sont caractérisées par leurs fleurs, habituellement blanches ou roses, aux pétales plus longs que les sépales et que les étamines, par leur stolons aux

1. Les observations ont été faites, chez cette espèce, sur de jeunes boutons floraux

feuilles courtes, généralement aussi larges au voisinage du sommet qu'à la base.

A ma connaissance, il n'existe de résultats caryologiques que pour deux espèces de ce groupe, les *S. scardica* Griseb., et *S. marginata* Stern., l'un et l'autre circum-méditerranéens et possédant une inflorescence pluriflore. Ils ont chacun 13 bivalents et l'idiogramme du *S. scardica* est remarquable par la longueur des chromosomes *a* qui atteignent 2,8 μ .

Chez le *S. lilacina*, les observations ont été faites sur des boutons floraux cueillis sur des plantes élevées à la Nursery « Stevenage » et cultivées au Muséum. Parmi les 28 chromosomes somatiques, tous épais de 0,4 μ , il est aisé d'en reconnaître deux, *a*, mesurant plus de 2 μ et possédant un bras sensiblement deux fois plus court que l'autre, quatre encore, *b* et *c*, ayant environ 2 μ et vraisemblablement isobrachiaux comme les *d*, à peine moins longs et les *g* beaucoup plus petits, les *m* enfin, bâtonnets n'atteignant pas 1 μ . Les autres chromosomes ressemblent à ceux-ci, mais sont plus ou moins grands qu'eux (fig. 3 *b*, même fixateur et même coloration que précédemment). Dans les cellules mères du pollen, en métaphase I, ces chromosomes forment des bivalents qui sont, comme chez les autres espèces, de dimensions variées : deux retiennent aussitôt l'attention en raison de leur volume plus fort (*a*) et plus faible (*m*). Le bivalent *a*, d'ailleurs, beaucoup plus long que large, ressemble à ses homologues chez le *S. scardica* (HAMEL, *loc. cit.*, p. 200) et la variété *Rocheliana* (Stern.). Engl. et Irmsch. du *S. marginata* (SKOVSTED, *loc. cit.*, p. 26, fig. 64) ; sans doute, peut-on penser avec l'auteur danois, qu'il doit son aspect à la formation de deux chiasmas au moment du strép-sitène. Il est également possible de reconnaître les bivalents *b*, *c*, *d* qui sont aussi plus gros que les autres.

*
* *

Il est inutile de décrire ici la méiose dont le déroulement a pu être suivi dans les étamines du *Saxifraga Grisebachii* et dont quelques stades ont été observés dans celles du *S. lilacina*. Elle paraît en effet s'effectuer comme chez les autres Saxifrages étudiées de ce point de vue et l'interprétation qu'on en peut donner est celle que je proposais en 1953.

Dans les tissus somatiques des *Saxifraga corymbosa*, *S. Grisebachii* et *S. lilacina*, les noyaux interphasiques sont nettement réticulés : le réseau chromatique est constitué de fins filaments ressemblant à ceux que l'on observe chez les Saxifrages de la Section *Kabschia*, à l'exception du *S. caesia* L. où ils sont moins grêles. L'évolution de ces noyaux au cours de la mitose est identique à celle décrite pour ces mêmes plantes (HAMEL, *loc. cit.*, pp. 251-253).

Chez le *Saxifraga Grisebachii*, il a été possible de suivre l'évolution du pollen depuis la formation des tétrades jusqu'au moment où les grains possèdent un noyau végétatif et un noyau reproducteur. Dans leur ensemble, ces phénomènes sont comparables à ceux que j'ai décrits en 1953 chez le *S. oppositifolia* L., de la section *Porphyrrion* Tausch, qui possède également des noyaux réticulés. Mais quelques précisions peuvent être apportées à cette description.

La télophase de la deuxième division méiotique est fort longue. Commencée au moment où les tétrades se forment, elle se poursuit pendant tout le temps où celles-ci, prenant leur aspect caractéristique de grains de pollen, deviennent généralement sphériques, parfois légèrement ellipsoïdales. Leur diamètre mesure alors de 11 à 13 μ et ne variera pratiquement pas, jusqu'à la fin de la première division. Cette évolution télophasique ne se déroule pas à la même vitesse dans tous les grains. Certains sont en interphase et présentent un réticulum bien régulier, tandis que d'autres montrent encore sur celui-ci des épaissements qu'on pourrait prendre pour des chromocentres et qui correspondent aux portions non despiralisées des monovalents, et que d'autres, entrant déjà en prophase, forment des travées denses dans leur réseau.

Ce manque de synchronisme se retrouve dans les stades ultérieurs, comme si chaque grain avait un rythme interne propre. Ceux qui sont rapidement devenus interphasiques gardent leur avance et achèvent souvent leur première mitose alors que d'autres, dans le même sac, sont encore en anaphase, en métaphase, ou en prophase. Certains même débutent à peine leur évolution mitotique. L'explication de cette apparente anarchie semble difficile car tous ces divers stades s'observent pêle-mêle à l'intérieur d'un même sac et les éléments des différentes tétrades ne paraissent pas toujours eux-mêmes accordés. Selon de nombreux auteurs, ce phénomène serait le signe de l'hybridité du végétal étudié. Cette hypothèse ne semble guère pouvoir être retenue ici, puisque les plantes examinées ont été récoltées dans une station classique de cette espèce, où elle existe seule, ainsi que me l'a confirmé M. C. GUINET.

Les étapes caractéristiques de cette première division sont comparables à celles de mitoses dans les tissus somatiques : on retrouve, au cours de la prophase, le stade des travées denses dans le réseau, celui des filaments minces, qui bientôt se raccourcissent pour donner des petits boudins courts et trapus correspondant chacun aux divers chromosomes. Ceux-ci prendront généralement leurs dimensions habituelles à la suite d'un phénomène de décontraction ; quelquefois ce relâchement ne s'achève pas complètement et les chromosomes sont alors moins longs et plus épais.

Jamais on n'observe à ce stade une déformation importante du noyau, comme M^{me} J. VAZART (*loc. cit.*) en constate chez la *Balsa-*

mine, déformations dues à la pression exercée par deux grandes vacuoles latérales, se gorgeant d'eau en même temps que les grains grossissent brusquement. Sans doute faut-il voir là l'effet d'une évolution caryologique plus précoce dans le pollen de la Balsamine.

A la prémétaphase, chez le *Saxifraga Grisebachii*, le noyau occupe toujours une position décentrée. La métaphase qui suit est orientée perpendiculairement au point le plus proche de la membrane, si bien qu'un des noyaux fils, celui qui deviendra le noyau reproducteur, se trouvera à son voisinage, tandis que le futur noyau végétatif sera presque au centre de la cellule. Il convient de remarquer que cette orientation est propre à chaque grain et qu'il ne paraît pas y avoir, pour l'ensemble d'un même sac, une direction privilégiée.

Les noyaux fils, au moment de la télophase, sont de dimensions et de formes différentes : l'un, le noyau végétatif, à l'aspect d'une olive, l'autre, proche de la membrane pollinique, celui d'une pastille. Ils ont cependant tous les deux une structure comparable : on observe des masses très colorées, ovoïdes, relativement grosses et ressemblant à des chromocentres ; elles correspondent aux parties situées au voisinage des centromères, puisque, à partir d'elles, s'allongent des sortes de bras plus pâles en train de subir un phénomène de despiralisation. Celui-ci est très rapide dans le noyau végétatif qui retrouve sa structure réticulée, rendue encore plus grêle par son gonflement qui l'amène à être quasi-sphérique. Son diamètre est alors de 4 μ environ. Le noyau reproducteur grossit beaucoup moins et reste ellipsoïdal (son grand axe atteint 3 μ) ; il garde plus longtemps des épaississements chromatiques disposés sur de gros trabécules formant un réseau grossier autour de deux ou trois nucléoles. Les stades ultérieurs de l'évolution n'ont pu être examinés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ENGLER (A.) et IRMSCHER (E.), 1919. *Saxifragaceae, Saxifraga*, II, in ENGLER (A.) : Das Pflanzenreich, IV, **117, 69**, 309-320
- HAMEL (J. L.), 1953. Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées, *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, **14**, 113-313.
- SKOVSTED (A.), 1934. Cytological studies in the tribe *Saxifrageae*, *Dansk bot. Ark*, **8, 5**, 1-52.
- VAZART (M^{me} J.), 1957. Etude cytologique de la Balsamine. I. Généralités et différenciation du pollen, *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, **18**, 197-234.